BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, no 460, mai-juin 1977, Botanique 31

Écomorphologie et port des végétaux
Exemple de quelques formations ligneuses de Madagascar

par Marc Thomasson *

Résumé. — L'étude de certains caractères morphologiques en relation avec le port arborescent, arbustif ou buissonnant des espèces dans quelques groupements végétaux malgaches conduit à proposer six types physionomiques fondés sur le degré de ramification du tronc et de la branche.

Abstract. — The study of some morphological characters in trees, shrubs and bushes within vegetal formations of Madagascar permits to propose six physiognomical types founded on the ramification of the trunk and of the branch.

Introduction

Dans l'étude écomorphologique de la strate ligneuse de quelques groupements végétaux malgaches que nous avons entreprise (M. Thomasson, 1974, 1976 et *sous presse*), il n'a pas été tenu compte du port arborescent, arbustif ou buissonnant des espèces considérées. Dans le présent travail, nous nous proposons, reprenant les mêmes méthodes d'étude, de traiter, pour chaque groupement, les plantes ayant un port donné de façon indépendante, ce qui, nous l'espérons, permettra non seulement d'atteindre une plus grande précision dans la description de la végétation, mais encore de mieux mettre en évidence la signification de certains faits morphologiques.

Pour ce qui est du port des végétaux, nous avons distingué les trois grands types suivants, les définitions de l'arbre et de l'arbuste étant empruntées à A. Aubréville (1970) :

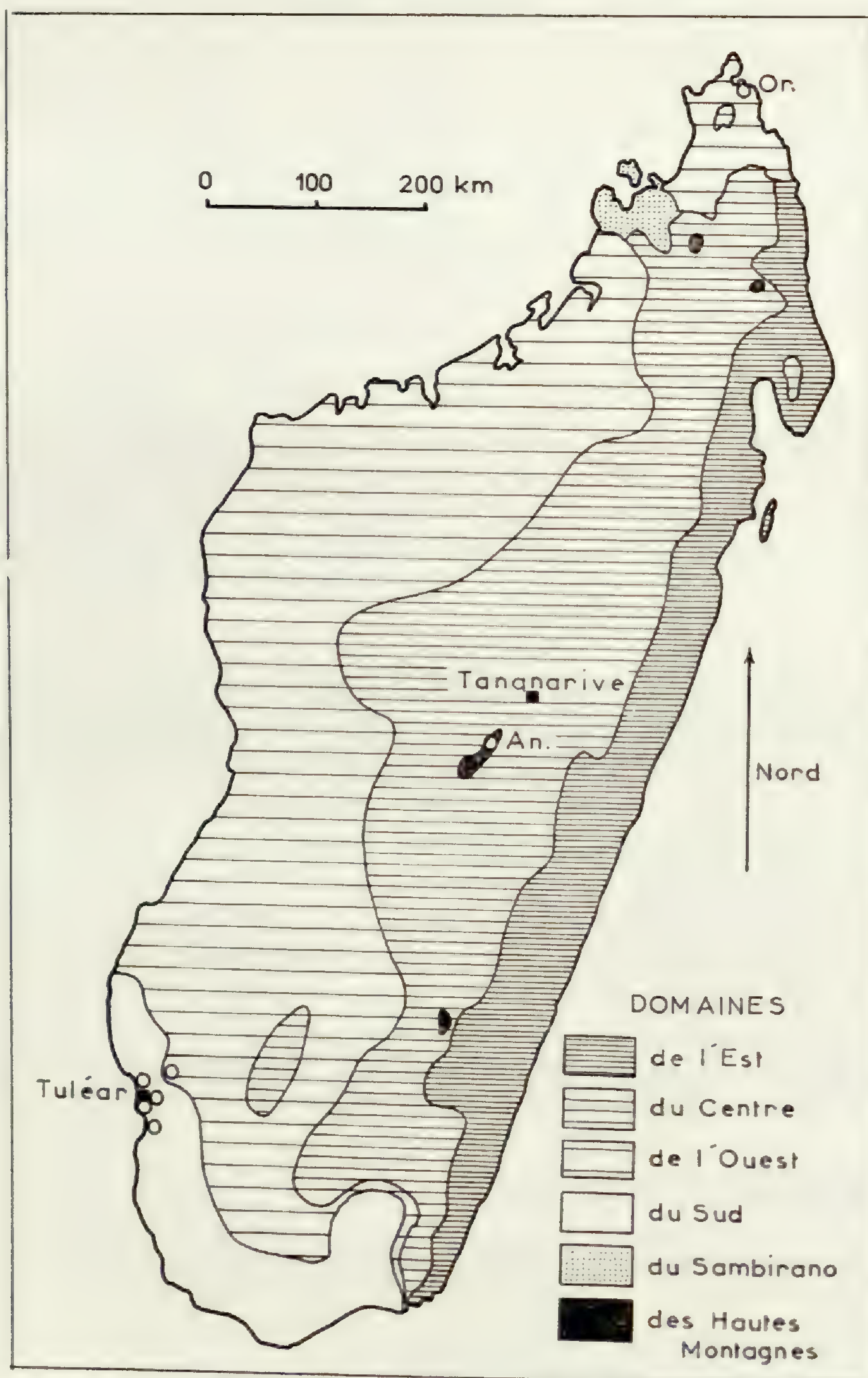
— l'arbre (A), végétal ligneux à tronc unique d'une hauteur totale supérieure à sept mètres ;

— l'arbuste (Ab), végétal ligneux à tronc unique ayant moins de sept mètres de hauteur totale ;

— le buisson (B), végétal ligneux multicaule ou ramifié près de la base. Nous préférons utiliser ici le terme de « buisson » à celui d' « arbrisseau », trop ambigu selon A. Aubréville (1970).

Il est bien évident que la distinction entre ces trois types est parfois difficile et souvent arbitraire. Doit-on, en effet, assimiler *Didierea madagascariensis* H. Baill., qui, pour une hauteur totale d'une dizaine de mètres, ne possède qu'un tronc d'environ un mètre,

* *Équipe de Phytogéographie. Laboratoire de Botanique tropicale, 1, rue Guy de la Brosse, 75005 Paris.*



Carte 1. — Subdivisions phytogéographiques de Madagascar (simplifié d'après H. Humbert, 1955) Les lieux de récolte de nos échantillons sont figurés par des cercles (Or. : Orangéa ; An. : Ankaratra)

à un arbre ? (pl. I, 1 ; II, 1). C'est ce que nous avons fait. Doit-on, pour *Adansonia fony* H. Baill., parler d'arbre ou d'arbuste ? Par son port, cette espèce est nettement arborescente, mais sa hauteur, selon la station, peut varier entre quatre (pl. II, 1) et quinze mètres. De la même façon, si *Commiphora monstruosa* (H. Perr.) R. Cap. se présente généralement sous l'aspect d'un buisson bas « en boule », nous avons pu observer un pied d'une hauteur

totale de trois mètres et à tronc bien différencié (pl. I, 2). Nombreux seraient les exemples où le choix fut difficile. En adoptant, pour chaque espèce, le port le plus fréquemment réalisé dans le groupement végétal considéré, nous espérons avoir fait pour le mieux.

Les groupements végétaux étudiés ici ont déjà été décrits (M. Thomasson, 1974, 1976 et *sous presse*). Il s'agit (cf. carte) :

— de la végétation des dunes littorales de sable blanc du Sud-Ouest malgache, nous ayant fourni un échantillon de 60 espèces ligneuses que nous appelons « fourré dunaire littoral » ;

— du bas fourré arbustif (au sens de J. L. Guillaumet et J. Koechlin, 1971) croissant sur calcaire aux environs de Tuléar, nous ayant fourni un échantillon de 70 espèces ligneuses que nous appelons « bas fourré arbustif » (pl. I, 1 et 2) ;

— du haut fourré arbustif (au sens de J. L. Guillaumet et J. Koechlin, 1971), croissant également sur calcaire aux environs de Tuléar (mais plus à l'intérieur des terres), nous ayant fourni un échantillon de 73 espèces ligneuses que nous appelons « haut fourré arbustif » (pl. II, 2) ;

— de la forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis* H. Baill., croissant sur sables roux dans les environs de Tuléar, nous ayant fourni un échantillon de 70 espèces ligneuses que nous appelons « forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis* » (pl. II, 1) ;

— d'une forêt dense sèche croissant sur calcaire, à une quarantaine de kilomètres à l'intérieur des terres, au niveau de Tuléar, nous ayant fourni un échantillon de 70 espèces ligneuses que nous appelons « forêt dense sèche » (pl. III) ;

— du fourré d'Orangéa, situé dans le nord-est de Madagascar, près de Diégo-Suarez, nous ayant fourni un échantillon de 117 espèces ligneuses que nous appelons « fourré d'Orangéa » (pl. IV, 1) ;

— de la forêt dense sclérophylle de montagne, croissant sur les pentes de Tsiafajavona (massif de l'Ankaratra), nous ayant fourni un échantillon de 28 espèces ligneuses que nous appelons « forêt dense sclérophylle de montagne » (pl. IV, 2).

Pour étudier, dans ces quelques groupements, arbre, arbuste et buisson, les critères suivants ont été retenus :

— présence (ou absence) de rameaux courts (RC) ;

— valeur de l'indice internodal (Ii), défini comme le nombre d'entre-nœuds existant entre deux niveaux successifs de ramifications le long du rameau, dans sa partie végétative ; l'indice internodal n'est autre que ce que nous avions jusqu'alors appelé « densité de ramification » (M. Thomasson, 1972*a*), appellation que nous préférons abandonner pour éviter toute ambiguïté (à une espèce très ramifiée correspond en effet une densité de ramification — ou indice internodal — de faible valeur, et *vice versa*) ;

— modes de ramification des rameaux ; rappelons que nous avons distingué (M. Thomasson, 1972*b*), en fonction de la nature sympodiale ou monopodiale du rameau et de la valeur de l'indice internodal, six possibilités dont trois pour les sympodes (toutes confondues ici sous l'appellation « modèles sympodiaux » ou S) et trois pour les monopodes (M1, à indice internodal différent de 1, M2, à indice internodal égal à 1 et axes tous équivalents, M3, à indice internodal égal à 1 et axes différenciés, les uns en rameaux longs, les autres en rameaux courts ou à croissance lente), ces dernières pouvant être chacune subdivisées en rameaux à axes rectilignes (Md) et rameaux en zigzag (Mz) ;

— localisation des feuilles sur le rameau ; quatre catégories ont été distinguées (M. Tho-

MASSON, 1974) : *n* (feuilles nulles, ou petites et très rapidement caduques, la fonction chlorophylienne étant alors localisée dans la tige), *rc* feuilles portées par des rameaux courts ou à croissance lente), *t* (feuilles disposées tout au long de la pousse) et *a* (feuilles toutes réunies au sommet des rameaux, les entre-nœuds étant très courts et les feuilles — relativement grandes — rapidement caduques) ;

— superficies foliaires, pour lesquelles nous avons adopté la classification de C. RAUNKIAER (1934) en leptophylles, nanophylles, microphylles, mésophylles, macrophylles et mégaphylles.

Avant d'aborder l'étude de l'arbre, de l'arbuste et du buisson, nous fournissons les proportions de ces éléments dans la flore des sept groupements végétaux étudiés (tabl. I).

TABLEAU I. — Fréquences relatives (%) de l'arbre (A), de l'arbuste (Ab) et du buisson (B) dans les divers groupements végétaux étudiés.

	A	Ab	B
Fourré dunaire littoral	0	46,5	53,5
Bas fourré arbustif	0	34	66
Haut fourré arbustif	2,5	49,5	48
Forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis*	13	48,5	38,5
Forêt dense sèche	23	33	44
Fourré d'Orangéa	1	54	45
Forêt dense sclérophylle de montagne	21,5	50	28,5

L'ARBRE

Rameaux courts

D'une façon générale, aucune espèce arborescente ne différencie de rameaux courts. La seule exception s'observe chez *Didierea madagascariensis* H. Baill., mais il s'agit là d'un « arbre » fort particulier.

Indice internodal

De la même façon, seules trois espèces arborescentes, croissant dans la forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis*, ont un indice internodal égal à 1 ; il s'agit, outre *Didierea madagascariensis* H. Baill., de *Thylachium pouponii* Aubrév. et Pellegr. et de *Salvadora angustifolia* Turill. Dans tous les autres groupements, l'indice internodal chez les arbres est différent de 1.

Modes de ramification

Le tableau II fournit les fréquences absolues de réalisation de nos différents modèles chez les arbres : le modèle M1 est très nettement dominant, les autres modèles ne se ren-

contrant, dans les groupements étudiés, que de façon exceptionnelle. Une seule espèce, *Thylachium pouponii* Aubrév. et Pellegr., a été considérée comme ayant des rameaux en zigzag ; encore convient-il de préciser que le zigzag est peu marqué chez cette espèce et que nous avons longuement hésité à la ranger dans cette catégorie.

Tableau II. — Fréquences absolues de réalisation de nos différents modèles de ramification chez les arbres dans les groupements végétaux étudiés.

	S	M1	M2	M3	Mz
Fourré dunaire littoral	0	0	0	0	0
Bas fourré arbustif	0	0	0	0	0
Haut fourré arbustif	0	2	0	0	0
Forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis*	0	5	2	1	1
Forêt dense sèche	2	14	0	0	0
Fourré d'Orangéa	0	1	0	0	0
Forêt dense sclérophylle de montagne	0	6	0	0	0

Localisation des feuilles sur le rameau

Les fréquences absolues concernant les différentes possibilités de localisation des feuilles sur le rameau sont fournies dans le tableau III. Les catégories *t* et *a* sont les plus fréquentes, la catégorie *a* semblant légèrement mieux représentée dans les groupements de milieux secs, la catégorie *t* dans les groupements recevant plus de précipitations. Quoique correspondant à des feuilles en général grandes (relativement aux milieux étudiés) et molles, la catégorie *a* nous paraît mieux adaptée au milieu xérique que la catégorie *t* ; en effet, la croissance du rameau est lente (entre-nœuds courts), les axes sont souvent charnus, la moindre sécheresse entraînant une chute rapide de la feuille.

Talleau III. — Fréquences absolues concernant les différentes possibilités de localisation des feuilles sur le rameau.

	n	*rc*	*t*	*a*
Fourré dunaire littoral	0	0	0	0
Bas fourré arbustif	0	0	0	0
Haut fourré arbustif	0	0	0	2
Forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis*	1	1	3	4
Forêt dense sèche	1	0	8	7
Fourré d'Orangéa	0	0	1	0
Forêt dense sclérophylle de montagne	0	0	4	2

Superficies foliaires

Le tableau IV fournit les fréquences absolues d'espèces pour chaque type foliaire dans les différents groupements végétaux étudiés. La classe des mésophylles est partout la mieux représentée.

Tableau IV. — Fréquences absolues d'espèces pour chaque type foliaire dans les différents groupements étudiés. L : leptophylles ; N : nanophylles ; m : microphylles ; M : mésophylles ; X : macrophylles ; Y : mégaphylles ; $\overline{Sf}$: moyenne des surfaces foliaires.

	L	N	m	M	X	Y	Sf (mm²)
Fourré dunaire littoral	0	0	0	0	0	0	—
Bas fourré arbustif	0	0	0	0	0	0	—
Haut fourré arbustif	0	0	0	2	0	0	6 400
Forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis*	1	2	1	5	0	0	3 660
Forêt dense sèche	1	0	2	11	2	0	5 750
Fourré d'Orangéa	0	0	0	1	0	0	7 000
Forêt dense sclérophylle de montagne	0	0	2	4	0	0	4 430

Conclusions

Dans les sept groupements végétaux étudiés, l'arbre peut être caractérisé par :

— l'absence de rameaux courts, ou, du moins, leur caractère exceptionnel ;

— une ramification peu importante des rameaux, ceux-ci étant principalement à structure monopodiale et rectilignes ;

— des feuilles localisées soit sur toute la longueur de la pousse, soit uniquement au sommet des rameaux ;

— des superficies foliaires correspondant en moyenne à la classe des mésophylles.

Les arbustes

Rameaux courts

Les fréquences absolues d'espèces arbustives différenciant des rameaux courts sont données dans le tableau V.

Totalement absent dans la forêt dense sclérophylle de montagne, exceptionnel dans le fourré d'Orangéa, encore très rare dans la forêt dense sèche, le rameau court chez l'arbuste semble, en première analyse, n'acquérir une certaine importance que dans les groupements les plus xérophiles. Le problème se pose toutefois pour le bas fourré arbustif, où seulement 12,5 % des espèces arbustives différencient des rameaux courts, proportion semble-t-il très faible étant donné les conditions mésologiques. La xéricité édapho-climatique caractérisant le milieu où croissent les végétaux de cet échantillon pourrait expliquer que certaines espèces, à potentialités arborescentes, ne s'expriment là qu'en tant qu'arbustes.

Tableau V. — Fréquences absolues d'espèces arbustives différenciant des rameaux courts.

	RC présents	RC absents
Fourré dunaire littoral	8	20
Bas fourré arbustif	3	21
Haut fourré arbustif	12	24
Forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis*	10	24
Forêt dense sèche	1	22
Fourré d'Orangéa	1	62
Forêt dense sclérophylle de montagne	0	14

Indice internodal

Les fréquences absolues d'espèces arbustives dont l'indice internodal est égal à 1 sont données dans le tableau VI.

Il existe, dans tous les échantillons (sauf la forêt dense sclérophylle de montagne), des espèces arbustives dont l'indice internodal est égal à 1, et ce en proportion d'autant plus élevée que le milieu est plus sec. Cette proportion reste toutefois toujours inférieure à 60 %.

Tableau VI. — Fréquences absolues d'espèces arbustives dont l'indice internodal (Ii) est égal ou différent de 1.

	Ii = 1	Ii ≠ 1
Fourré dunaire littoral	16	12
Bas fourré arbustif	12	12
Haut fourré arbustif	19	17
Forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis*	20	14
Forêt dense sèche	6	17
Fourré d'Orangéa	8	55
Forêt dense sclérophylle de montagne	0	14

Modes de ramification

Le tableau VII fournit les fréquences absolues de réalisation de nos différents modèles chez les arbustes.

Dans les trois groupements les plus humides (forèt dense sèche, fourré d'Orangéa et forêt dense sclérophylle de montagne), le modèle M1 est nettement dominant, alors que le rameau en zigzag est absent. Dans les quatre autres groupements, beaucoup plus secs, le modèle M1 perd de l'importance au profit du modèle M3 qui devient dominant ; il existe d'autre part, dans ces groupements, des arbustes à rameaux en zigzag. Cependant, en ce

qui concerne le bas fourré arbustif, il semble exister une anomalie : les deux modèles les plus fréquents sont en effet les modèles M1 et M2. Ce fait rejoint et complète l'observation faite plus haut au sujet des rameaux courts et nous y reviendrons dans la conclusion de ce chapitre.

TABLEAU VII. — Fréquences absolues de réalisation des différents modèles de ramification chez les arbustes.

	S	M1	M2	M3	Mz
Fourré dunaire littoral	3	9	5	11	4
Bas fourré arbustif	6	7	7	4	3
Haut fourré arbustif	9	9	6	12	7
Forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis*	3	11	5	15	2
Forêt dense sèche	3	14	4	2	0
Fourré d'Orangéa	11	44	5	3	0
Forêt dense sclérophylle de montagne	4	10	0	0	0

Localisation des feuilles sur le rameau

Le tableau VIII fournit les fréquences absolues des différentes possibilités de localisation des feuilles sur le rameau. La catégorie *t* est très nettement dominante dans les trois groupements les plus humides (forêt dense sèche, fourré d'Orangéa et forêt dense sclérophylle de montagne), alors qu'en milieu plus sec, la catégorie *rc* prend le relai. Dans le bas fourré arbustif, c'est toutefois la catégorie *a* qui est la plus fréquente.

TABLEAU VIII. — Fréquences absolues des différentes possibilités de localisation des feuilles sur le rameau

	n	*rc*	*t*	*a*
Fourré dunaire littoral	2	10	8	8
Bas fourré arbustif	3	5	6	10
Haut fourré arbustif	6	13	6	11
Forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis*	2	16	8	8
Forêt dense sèche	1	2	18	2
Fourré d'Orangéa	1	6	43	13
Forêt dense sclérophylle de montagne	0	0	12	2

Superficies foliaires

Le tableau IX donne les fréquences absolues d'espèces pour chaque type foliaire. Dans les groupements végétaux étudiés, les arbustes ont principalement des feuilles microphylles.

Si on s'intéresse aux valeurs moyennes des surfaces foliaires, on voit qu'elles sont en général plus élevées dans les groupements de milieux humides que dans les groupements de milieux secs, mais, là encore, le bas fourré arbustif fait exception.

Tableau IX. — Fréquences absolues d'espèces pour chaque type biologique foliaire. (Mêmes abréviations que pour le tableau IV.)

	L	N	m	M	X	Y	Sf (mm²)
Fourré dunaire littoral	2	9	13	4	0	0	920
Bas fourré arbustif	3	6	10	5	0	0	1 965
Haut fourré arbustif	8	7	15	6	0	0	910
Forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis*	3	9	19	3	0	0	845
Forêt dense sèche	1	2	13	7	0	0	1 580
Fourré d'Orangéa	1	2	32	27	1	0	3 130
Forêt dense sclérophylle de montagne	0	0	11	3	0	0	2 615

Conclusion

Si on considère les groupements de milieu relativement humide (forêt dense sèche, fourré d'Orangéa et forêt dense sclérophylle de montagne), l'arbuste ne diffère de l'arbre, outre sa plus faible hauteur, que par ses feuilles plus petites, une ramification légèrement plus abondante et le caractère moins exceptionnel du rameau court. Il ne s'agirait en fait là que de petits arbres.

Dans des conditions plus xériques (fourré dunaire littoral, haut fourré arbustif, forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis*), l'arbuste acquiert une individualité beaucoup plus nette par rapport à l'arbre : les feuilles sont principalement microphylles ; chez plus de 30 % des espèces, elles sont portées par des rameaux courts ou des rameaux à croissance lente ; la ramification des axes est relativement abondante, le modèle de ramification dominant étant le rameau monopodial portant des rameaux courts (ou à croissance lente) ; quelques espèces arbustives ont des rameaux en zigzag.

Le cas du bas fourré arbustif mérite d'être traité séparément. Son milieu de végétation est l'un des plus xériques parmi ceux étudiés ici. Or, les arbustes y présentent des caractères en tous points intermédiaires entre ceux des arbres (ou des arbustes rencontrés dans la forêt dense sèche, le fourré d'Orangéa et la forêt dense sclérophylle de montagne) et ceux des arbustes des autres groupements de milieux secs. Le rameau court est relativement peu fréquent mais la ramification des axes abondante, ce qui se traduit par une importance marquée du modèle de ramification monopodial nº 2 (M2) ; le modèle M1 est lui aussi assez important cependant que le rameau en zigzag n'est pas rare ; les feuilles, quoique principalement microphylles, ont une superficie moyenne relativement élevée et sont, dans plus de 40 % des cas, localisées seulement au sommet des rameaux. Il s'agit là, semble-t-il, d'un type particulier d'arbuste, propre à la végétation du bas fourré arbustif et dont l'originalité pourrait résulter, en partie au moins, des conditions particulièrement xériques du milieu.

Les buissons

Rameaux courts

Le tableau X fournit les fréquences absolues d'espèces buissonnantes différenciant des rameaux courts. Ces fréquences sont relativement élevées sauf dans les groupements les plus arrosés : encore présent chez 17 % des espèces buissonnantes du fourré d'Orangéa, le rameau court disparaît totalement dans la forêt dense sclérophylle de montagne.

Tableau X. — Fréquences absolues d'espèces buissonnantes différenciant des rameaux courts (RC).

	RC présents	RC absents
Fourré dunaire littoral	16	16
Bas fourré arbustif	19	27
Haut fourré arbustif	11	24
Forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis*	10	17
Forêt dense sèche	11	20
Fourré d'Orangéa	9	44
Forêt dense sclérophylle de montagne	0	8

Indice internodal

Les fréquences absolues des espèces buissonnantes dont l'indice internodal est égal à 1 sont données dans le tableau XI. Exception faite pour la forêt dense sclérophylle de montagne, les buissons sont d'une manière générale, très densément ramifiés, et ce même dans des milieux relativement humides comme celui du fourré d'Orangéa.

Tableau XI. — Fréquences absolues d'espèces buissonnantes dont l'indice internodal (Ii) est égal à un.

	Ii = 1	Ii ≠ 1
Fourré dunaire littoral	26	6
Bas fourré arbustif	29	17
Haut fourré arbustif	25	10
Forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis*	24	3
Forêt dense sèche	23	8
Fourré d'Orangéa	36	17
Forêt dense sclérophylle de montagne	0	8

Modes de ramification

Le tableau XII fournit les fréquences absolues de réalisation de nos différents modèles. Chez les buissons, le modèle le plus fréquemment réalisé est le modèle M3, exception faite pour la forêt dense sclérophylle de montagne où toutes les espèces buissonnantes ont été rattachées au modèle M1. Pour ce qui est du fourré d'Orangéa, il convient de noter la relative abondance des modèles M1 et M2, qui pourrait être mise en rapport avec les conditions plus humides de milieu.

Le rameau en zigzag est relativement fréquent chez le buisson, en particulier dans les milieux les plus arides.

Tableau XII. — Fréquences absolues de réalisation de nos différents modèles de ramification chez les buissons.

	S	M1	M2	M3	Mz
Fourré dunaire littoral	3	3	2	23	7
Bas fourré arbustif	8	9	7	22	15
Haut fourré arbustif	3	7	8	17	8
Forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis*	0	3	4	20	5
Forêt dense sèche	4	5	6	16	4
Fourré d'Orangéa	3	15	15	20	2
Forêt dense sclérophylle de montagne	0	8	4	0	0

Localisation des feuilles sur le rameau

Le tableau XIII donne les fréquences absolues des différentes possibilités de localisation des feuilles chez les espèces buissonnantes. Alors que la catégorie *t* est plus fréquente dans le fourré d'Orangéa et la forêt dense sclérophylle de montagne — soit dans les groupements végétaux les plus arrosés parmi ceux étudiés ici — c'est la catégorie *rc* qui domine dans les autres groupements. D'une façon générale, la catégorie *a* ne s'observe que très rarement chez les buissons.

Superficies foliaires

Le tableau XIV donne les fréquences absolues d'espèces pour chaque type foliaire. Dans les milieux les plus humides (forêt dense sèche, fourré d'Orangéa et forêt dense sclérophylle de montagne), les buissons ont principalement des feuilles microphylles, alors que la nanophyllie est la règle dans les milieux les plus secs. Ce phénomène peut être précisé par l'examen des valeurs moyennes des surfaces foliaires établies pour chaque groupement, qu'on voit augmenter avec les précipitations annuelles.

Tableau XIII. — Fréquences absolues des différentes possibilités de localisation des feuilles chez les espèces buissonnantes

	n	*rc*	*t*	*a*
Fourré dunaire littoral	0	25	4	3
Bas fourré arbustif	0	23	21	2
Haut fourré arbustif	0	22	12	1
Forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis*	1	19	7	0
Forêt dense sèche	1	16	13	1
Fourré d'Orangéa	0	20	32	1
Forêt dense sclérophylle de montagne	0	0	8	0

Tableau XIV. — Fréquences absolues d'espèces pour chaque type biologique foliaire. (Mêmes abréviations que pour le tableau IV.)

	L	N	m	M	X	Y	$\overline{Sf}$ (mm²)
Fourré dunaire littoral	1	22	9	0	0	0	155
Bas fourré arbustif	5	29	11	1	0	0	230
Haut fourré arbustif	3	26	6	0	0	0	155
Forêt dense sèche à *Didierea madagascariensis*	1	19	7	0	0	0	225
Forêt dense sèche	2	7	22	0	0	0	470
Fourré d'Orangéa	1	8	34	10	0	0	1 065
Forêt dense sclérophylle de montagne	0	0	8	0	0	0	970

Conclusion

Dans le milieu aride du Sud-Ouest malgache, le buisson est assez facile à caractériser par la grande abondance de la ramification des rameaux, la fréquence des rameaux courts et des rameaux en zigzag, la réduction des feuilles. Avec l'augmentation de la pluviométrie, ces caractères s'estompent, l'absence de tronc restant à la limite le seul critère de distinction entre buisson et arbuste.

Conclusion générale

Nous avons déjà discuté le caractère xéromorphe de certaines particularités morphologiques (M. Thomasson, 1972*c*, 1974) : des feuilles petites, la fréquence des rameaux courts, l'abondance de la ramification, la différenciation de rameaux en zigzag caractérisent bien la végétation du Sud-Ouest malgache ; ces caractères s'estompent et finissent par disparaître dans la végétation de milieux plus humides. Nous avons pu montrer que, dans un milieu xérique, de tels caractères ne sont pas uniformément répartis chez les espèces végétales, l'arbre, l'arbuste et le buisson s'individualisant l'un de l'autre, non seulement par le port — c'est-à-dire la ramification du ou des troncs — mais encore par la ramifica-

tion des branches, la localisation des feuilles sur les rameaux et les superficies foliaires. Ainsi, dans la végétation des environs de Tuléar, une partie seulement des espèces arbustives peut être considérée comme de petits arbres, l'autre partie ayant une individualité propre, du point de vue de la morphologie de la branche. La même remarque peut être faite au sujet des buissons, dont certains sont beaucoup plus densément ramifiés — ce qui conduit généralement à un port en boule — que d'autres. De telles distinctions sont plus délicates et, à la limite, impossibles, avec l'augmentation des pluies, celles-ci conduisant à l'uniformisation physionomique des espèces végétales. Il apparaît ainsi que les notions classiques d'arbre, d'arbuste et de buisson, si satisfaisantes qu'elles soient pour les formations végétales des milieux humides, se révèlent très insuffisantes dans le milieu aride du Sud-Ouest malgache où il semble nécessaire de distinguer d'autres formes. Il est alors tentant de proposer les six types physionomiques suivants (le cas des espèces monocaules étant mis à part) :

— Végétaux à tronc différencié unique
  - à branches peu ramifiées.................................... Type 1
  - à branches densément ramifiées
    - sans rameaux courts (ou à croissance lente).................... Type 2
    - avec rameaux courts (ou à croissance lente).................... Type 3

— Végétaux multicaules, sans tronc différencié
  - à branches peu ramifiées.................................... Type 4
  - à branches densément ramifiées
    - sans rameaux courts (ou à croissance lente).................... Type 5
    - avec rameaux courts (ou à croissance lente).................... Type 6

Quelques remarques sont nécessaires. Tout d'abord, nous ne faisons pas intervenir le critère de hauteur — le type 1 recouvre ainsi indifféremment les arbres et arbustes — mais nous ne pensons toutefois pas qu'un tel critère soit inutile et nous l'admettons pour l'établissement de subdivisions à l'intérieur de chaque type. D'autre part, nous entendons par « branches densément ramifiées », les branches dont l'indice internodal est égal à 1. Les types 1 et 4 correspondent ainsi à nos modèles S1 et M1, les types 2 et 5 au modèle M2, les types 3 et 6 aux autres modèles sympodiaux et au modèle M3. Nous admettons également l'existence de types à branches peu ramifiées différenciant des rameaux courts comme divisions possibles des types 1 et 4. Enfin, la localisation des feuilles sur les rameaux peut intervenir pour établir des sous-groupes.

Si on considère les superficies foliaires moyennes correspondant à chacun de ces six types physionomiques, on obtient la série suivante : le type 1 (tronc unique, branches peu ramifiées) se détache nettement en tête avec une surface foliaire moyenne de 3 230 mm² (établie sur l'ensemble des groupements) ; vient ensuite le type 4 (troncs multiples, branches peu ramifiées) avec une surface foliaire moyenne de 854 mm² ; les types 2 (tronc unique, branches très ramifiées), 3 (tronc unique, des rameaux courts) et 5 (troncs multiples, branches très ramifiées) forment un groupe à peu près homogène avec des surfaces foliaires moyennes respectivement égales à 404 mm², 377 mm² et 502 mm² ; enfin, le type 6 (troncs multiples, des rameaux courts) se caractérise par des surfaces foliaires faibles (valeur moyenne : 202 mm²).

Il convient de noter l'important hiatus existant entre la moyenne des superficies foliaires relatives au type 1 et celles relatives aux autres types, l'augmentation de la rami-

fication — que cette augmentation affecte le tronc ou les branches seules, ou les deux à la fois — se traduisant par une réduction considérable des dimensions foliaires. On peut remarquer également que, d'une façon générale, la seule augmentation de la ramification du tronc, les branches restant peu ramifiées (type 4), conduit à des superficies foliaires en moyenne légèrement plus importantes que lorsque cette augmentation affecte les branches seules, le tronc restant unique (types 2 et 3) ; la ramification du tronc ne semble plus intervenir en tant que facteur de réduction de la surface foliaire lorsque les branches sont elles-mêmes ramifiées (type 5).

En définitive, il semble exister une diminution de la superficie foliaire corrélative non seulement de la diminution de la hauteur du végétal (dans le sens arbre, arbuste, buisson), mais encore de l'augmentation de la ramification des axes. Ceci conduit à admettre, dans la limite des groupements végétaux étudiés, une valeur adaptative aux milieux humides pour le type 1, le type 6 paraissant plutôt adapté aux milieux arides, ainsi que, mais peut-être dans une moindre mesure, les types 2, 3, 4 et 5. Il est toutefois évident qu'il serait souhaitable de préciser ces hypothèses en poursuivant une telle étude sur d'autres groupements végétaux.

RÉFÉRENCES CITÉES

Aubréville, A., 1970. — Vocabulaire de biogéographie appliquée aux régions tropicales. *Adansonia*, sér. 2, **10** (4) : 439-497.

Guillaumet, J. L., et J. Koechlin, 1971. — Contribution à la définition des types de végétation dans les régions tropicales (exemple de Madagascar). *Candollea*, **26** (2) : 263-277.

Raunkiaer, C., 1934. — The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1 vol., 632 p.

Thomasson, M., 1972*a*. — Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). II. Superficie foliaire et ramification chez les végétaux ligneux. *Candollea*, **27** (1) : 7-13.

— 1972*b*. — Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). III. Modes de ramification des végétaux ligneux. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **119** : 207-214.

— 1972*c*. — Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). IV. Modèles de ramification et surface foliaire. *Adansonia*, sér. 2, **12** (3) : 447-452.

— 1974. — Essai sur la physionomie de la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 250, Écologie générale 22 : 1-27.

— 1976. — Le fourré d'Orangéa (Nord-Est malgache), *Adansonia*, sér. 2, **15** (4) : 481-489.

— La forêt dense sclérophylle de montagne du Tsiafajavona (Madagascar). (*Sous presse.*)

Manuscrit déposé le 5 juillet 1976.

PLANCHE I

1. — Bas fourré arbustif des environs de Tuléar sur la retombée du plateau calcaire vers la mer. Au premier plan, vers la droite, sur un placage sableux, *Didierea madagascariensis* H. Baill.
2. — Fourré arbustif des environs de Tuléar, sur plateau calcaire. Au centre, *Commiphora monstruosa* (H. Perr.) R. Cap.

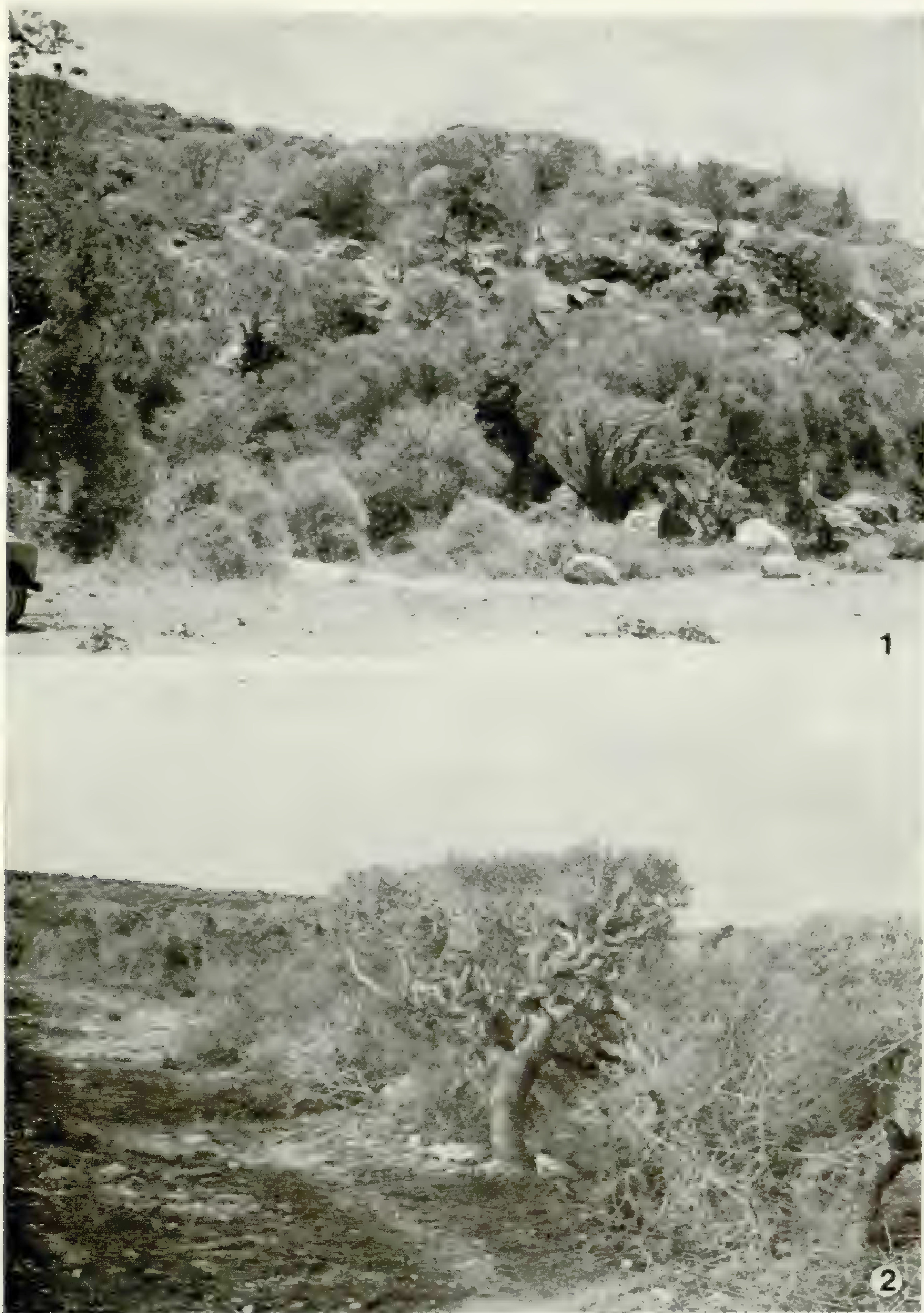


PLANCHE I

PLANCHE II

1. — Forêt dense sèche sur sables roux à *Adansonia fony* H. Baill. et *Didierea madagascariensis* H. Baill.
2. — Haut fourré arbustif des environs de Tuléar. Au centre et à gauche, *Alluaudia comosa* Drake.





PLANCHE II

PLANCHE III

Forêt dense sèche sur calcaire des environs de Tuléar.



PLANCHE III

PLANCHE IV

1. — Fourré d'Orangéa, près de Diégo-Suarez (saison sèche). Au centre, en fleurs, *Pachypodium rutembergianum* Vatke.
2. — Lambeaux de forêt sclérophylle de montagne dans le massif de l'Ankaratra (alt. 2 000 m).





PLANCHE IV